

ISSN 1605-7678

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**ТРУДЫ РУССКОГО
ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА**

Том 81(2)

Санкт-Петербург
2010

Труды Русского энтомологического общества. Т. 81(2). С.-Петербург, 2010. 218 с.

Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 81(2). St. Petersburg, 2010. 218 pp.

Настоящий выпуск Трудов содержит статьи участников II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, состоявшегося 13-17 сентября 2010 г. в Санкт-Петербурге. Представленные статьи отражают различные направления в исследовании этого одного из крупнейших отрядов насекомых, весьма разнообразного в морфологических и биологических планах и играющего значимую роль в биоценозах Земли. Публикация тома поддержана грантом РФФИ № 10-04-06009-Г.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINGS OF THE RUSSIAN ENTOMOLOGICAL SOCIETY

Vol. 81(2)

Edited by *V.A. Krivokhatsky*

Editorial board of the volume:

*Yu.V. Astafurova, S.A. Belokobylskij (executive editor), D.A. Dubovikov,
A.S. Lelej, M.Yu. Proshchalykin*

Редактор издания – *В.А. Кривохатский*

Редакционная коллегия тома:

*Ю.В. Астафурова, С.А. Белокобыльский (ответственный редактор),
Д.А. Дубовиков, А.С. Лелей, М.Ю. Прощалькин*

ISSN 1605-7678

© Русское энтомологическое общество, 2010

© Зоологический институт РАН, 2010

© Санкт-Петербургская лесотехническая
академия, 2010

СОВРЕМЕННЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫХ

MODERN INVESTIGATION
OF THE HYMENOPTERAN
INSECTS

Оперирование цветков шмелями *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) при фуражировке

И.Б. Попов

The flowers robbing caused by bumblebees *Bombus* Latr. (Hymenoptera: Apidae) foraging

I.B. Popov

Кубанский государственный аграрный университет, ул. Калинина, 13, Краснодар, Россия.

Kuban State Agrarian University, Kalinin str., 13, Krasnodar, Russia. E-mail: ibento@yandex.ru

Резюме. Подводятся предварительные итоги изучения оперирования растений шмелями на Северо-Западном Кавказе. Из 352 видов кормовых растений, достоверно посещаемых шмелями, оперированию подвергаются не менее 144, что составляет 41 %. Из 19 видов шмелей наиболее активными операторами являются: *Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius*, *B. eriophorus*. На количество и расположение перфораций влияет форма и размер венчика. Шмели способны индивидуально обучаться оперированию цветков.

Ключевые слова. Шмели, кормовые растения, цветки, оперирование, обучение.

Abstract. Preliminary results of study on flowers robbing by bumblebees in the North-West Caucasus are presented. Not less than 144 species of fodder plants (41 %) of 352 totally visited by bumblebees are robbed. *Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* and *B. eriophorus* are the most active robbers of 19 studied species. Quantity and deposition of perforations are caused by shape and dimension of corolla. Bumblebees could be trained individually for flowers robbing.

Key words. Bumblebees, forage plants, flowers, robbing, training.

Введение

Шмели являются общепризнанными лидерами среди насекомых-опылителей. Их численность и соответственно значение как опылителей наиболее велики в бореальных и горных экосистемах, где они зачастую являются практически единственными опылителями энтомофильных растений. Некоторые длинновенчиковые растения просто не способны существовать при отсутствии шмелей – например, некоторые виды рода *Aconitum* (Ranunculaceae) (Løken, 1950, 1961). Однако в случаях, когда длина хоботка не позволяет достать нектар путем нормального (правильного) проникновения в венчик цветка, многие виды шмелей прогрызают венчик в районе нектарников. Даже при посещении классической «шмелиной» культуры (красного клевера) доля операторов составляет почти 50 % (Купчикова, 1954). Подобное явление не способствует опылению, поскольку шмели не касаются пыльников и рыльца пестика. Это явление достаточно распространен-

ное, играет огромную роль как для шмелей, так и для популяций многих энтомофильных растений, поэтому требует всестороннего изучения.

Материал и методика

Исследования проводились на территории Краснодарского края, Республики Адыгея и Республики Карачаево-Черкесия в 1993–2010 гг. Основные результаты по данной теме были получены за последние 3 года в ходе проведения научных энтомологических экспедиций в Кавказский государственный природный биосферный заповедник (КГПБЗ) в долину реки Имеретинки и плато Лагонаки. Изучались трофические связи 28 видов шмелей рода *Bombus* Latr., обитающих на Северо-Западном Кавказе, из которых наиболее полно исследованы 18 видов: *B. lucorum* (L.), *B. terrestris* (L.), *B. soroensis* F., *B. proteus* Gerstaecker, *B. lapidarius* (L.), *B. eriophorus* Klug, *B. portchinsky* Rad., *B. hortorum* (L.), *B. argillaceus* Scopoli, *B. pratorum* (L.), *B. haematurus* Kriechb., *B. subterraneus* (L.), *B. pascuorum* Scopoli, *B. silvarum* (L.), *B. muscorum* (L.), *B. zonatus* Smith, *B. humilis* Illiger, *B. mlokosiewitzii* Rad. (Попов, 2009, 2010а, 2010б). Изучение трофических связей очень важного с точки зрения оперирования *B. wurflenii* Rad. еще продолжается. Исследования проводились методом маршрутных и стационарных наблюдений за поведением различных каст шмелей на цветках различных растений. По данной теме основное значение имели наблюдения на нескольких видах аконита (*Aconitum orientale* Mill., *A. confertiflorum* Vorosch., *A. nasutum* Fisch. ex Reichb.), буквице крупноцветковой (*Betonica grandiflora* Willd.), окопниках (*Symphytum officinale* L., *S. asperum* Lepech., *S. caucasicum* Bieb., *S. tauricum* Willd.), яснотке пятнистой (*Lamium maculatum* L.). Определение кормовых растений проводилось по И.С. Косенко (1970).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края (проект № 09–04–96554) и Федерального агентства по образованию РФ (проект № 2996).

Результаты и обсуждение

Оперирование или «ограбление» цветков (отбор нектара через прогрызенные отверстия в венчике) является достаточно распространенным явлением. На Северо-Западном Кавказе оперативная деятельность не наблюдалась лишь у 3 длиннохоботковых видов шмелей (*Bombus argillaceus*, *B. hortorum* и *B. portchinsky*) из 18 с достаточно полно изученными трофическими связями. Наиболее активными операторами являются *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* и *B. eriophorus*. У этих видов «грабежом» цветков занимаются не только рабочие особи, как это характерно для большинства остальных видов, но и самки и даже самцы (у *B. lapidarius*).

Наиболее подвержены оперированию растения, цветки которых имеют длинный венчик или глубоко спрятанные нектарники – как правило, это представители семейств Ranunculaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae и Boraginaceae. При этом, однако, наблюдаются различия в поведении самок шмелей, которые посещают кормовые растения с различной целью. Так, например, самки *B. terrestris* посещают растения *Lamium maculatum* для собственного пропитания, а также для сбора пыльцы. При сборе пыльцы все самки проникают в цветок правильно, а при добывании исключительно нектара предпочитают их оперировать. При осмотре 211 цветков яснотки (май, массовое цветение) только 70 оказалось без перфораций, 102 цветка содержали 1 прогрызенное отверстие (из которых 98 располагались сбоку венчика в 5–6 мм от его основания и 4 – сверху на том же расстоянии). Два отверстия имели 39 цветков, причем у 33 из них перфорации располагались по разным сторонам венчика, у 5 – на одной стороне, но на разном расстоянии от основания, и в 1 случае перфорации располагались сбоку и сверху. При наблюдениях за фуражирующими самками все случаи «грабежа» производились сбоку: видимо строение соцветия таково, что крупным шмелям неудобно оперировать растения с верхней стороны из-за близкого расположения соседнего (находящегося выше) цветка, равно как и использовать перфорации, расположенные в верхней части венчика. Сам факт наличия подобного расположения небольшого числа перфораций может свидетельствовать об индивидуальном обучении шмелей при оперировании растений, что гораздо



Рис. 1. Самка *B. wurflenii* отбирает нектар из цветка аконита восточного через перфорацию на шлеме венчика.

нагляднее демонстрируется при фуражировке на *Aconitum nasutum*. Оперирование цветка яснотки занимает 22–46 с, использование готовой перфорации – 2–4 с, правильное проникновение в цветок 4–7 с. Таким образом, сбор нектара через отверстия на боках венчика в целом оказывается выгоднее по времени, чем правильное проникновение, что также вписывается в стратегию оптимальной фуражировки. Всего фуражиры *B. terrestris* оперируют более 50 видов растений из 176, на которых они были отмечены.

В лесной зоне основным оператором является *B. lucorum*. Результаты его деятельности наглядно показали исследования цветков *Symphytum* sp. Из 700 обследованных цветков разного воз-



Рис. 2. Фуражир *B. eriophorus* отбирает нектар из цветков *Betonica grandiflora*.

раста без следов деятельности шмелей оказалось лишь 63 самых молодых (часть из которых еще даже не раскрылась) цветка, 144 цветка имели одно прогрызенное отверстие, 360 – два, 217 – три, 14 – четыре и 2 цветка – шесть (91 % поврежденных цветков). Этими отверстиями в дальнейшем пользуются фуражиры не только *B. lucorum*, но и других более длиннохоботных видов (*B. lapidarius*, *B. pratorum*, *B. haematurus*, *B. subterraneus*, *B. pascuorum*). Подобное использование растений окопника является достаточно распространенным явлением (Горбунов, 2001). Однако все цветки окопника крымского (*Symphytum tauricum*) посещались самками *B. lucorum* правильно, несмотря на одинаковую с другими видами глубину венчика. Возможно это связано с одновременным сбором нектара и пыльцы. Из 192 видов кормовых растений *B. lucorum* оперированию подвергаются более 60.

В субальпике и альпике количество видов шмелей-операторов выше, поскольку в этих зонах преобладают растения с длинновенчиковыми цветками. Здесь наиболее активным оператором является *B. wurflenii*, который ни разу не был замечен правильно проникающим в венчики цветков, не относящихся к сем. Asteraceae. Наиболее наглядно оперативная деятельность этого вида шмеля проявляется при посещении аконита. На цветки *Aconitum orientale* фуражиры *B. wurflenii* садятся сбоку, причем выбирают изначально уже перфорированный цветок, который заметно отличается от остальных более темным цветом венчика вокруг прогрызенного отверстия (рис. 1). По соцветию эти шмели движутся беспорядочно, в отличие от *B. portchinsky*, который во всех случаях посещает цветки аконита правильно, движется по соцветию спирально снизу вверх против часовой стрелки и никогда не пользуется уже сделанными перфорациями. Кроме *B. wurflenii* перфорациями на аконите пользуются *B. lucorum*, *B. humilis* и *B. eriophorus*. Из 247 цветков *Aconitum nasutum* (14 соцветий) 36 цветков содержали по одному прогрызенному отверстию, 48 – по два, 29 – по три, 9 – по четыре и 8 – по пять; таким образом оказалось повреждено более 52 % цветков, большая часть которых располагалась на боковых побегах.

Перфорации располагались не только на шпорце, содержащем нектарники, но и на лепестках у устья венчика. По-видимому, молодые шмели приобретают индивидуальный опыт, пробуя грызть разные части цветка в поисках нектара. При этом даже отверстия, прогрызенные на шлеме венчика, не все позволяли доставать нектар. Всего функциональные отверстия составляли 64 % от общего количества перфораций, что также свидетельствует в пользу возможности индивидуального обучения молодых шмелей. В отличие от *Betonica grandiflora* (Lamiaceae), прооперированные шмелями цветки в большинстве своем способны формировать семена – это, возможно, происходит благодаря параллельному опылению их фуражирами *B. portchinsky*.



Рис. 3. Перфорации на венчиках *Betonica grandiflora* (указаны стрелками).

Несколько иной принцип оперирования используют фуражиры *B. lucorum* и *B. eriophorus* при посещении цветков *Betonica grandiflora*. Шмели даже не делают попыток проникать в цветок правильно, сразу садятся на вершину соцветия и движутся вниз по спирали вокруг стебля против часовой стрелки, последовательно отбирая нектар из отверстий в основании венчиков (рис. 2). В этом случае перфорации располагаются всегда с верхней стороны венчика. Большинство цветков содержат по одной перфорации примерно в 7–9 мм от основания венчика, из них 2.7 % цветков имеют вторую перфорацию на расстоянии 22–23 мм от основания венчика. Если первое отверстие позволяет всем шмелям нормально доставать нектар, то второе просто не имеет значения, и нами не было отмечено ни одного случая его использования. Общее число перфорированных цветков составляет до 80 % в июле и до 98 % в конце августа (рис. 3). Нами было отмечено усыхание венчиков перфорированных цветков без образования семян.

Выводы

Оперирование растений или вторичное использование отверстий, прогрызенных другими видами шмелей, является достаточно распространенным явлением. Всего из 352 видов растений, достоверно посещаемых шмелями на Северо-Западном Кавказе, оперированию подвергаются не менее 144, что составляет 41 %. Из 19 видов шмелей с длинными хоботками с наиболее полно изученными трофическими связями на Северо-Западном Кавказе не оперируют растения лишь 3 вида: *Bombus argillaceus*, *B. subterraneus* и *B. portchinsky*. Наиболее активными операторами являются короткохоботковые виды *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* и *B. eriophorus*. Некоторые шмели не прогрызают отверстия самостоятельно, а пользуются цветками, перфорированными другими видами; при этом они как и основные операторы не участвуют в опылении растений.

Шмели способны обучаться правильному перфорированию цветков различных видов растений. Об этом свидетельствует разнообразное расположение перфораций на венчиках кормовых растений.

Литература

- Горбунов П. С. 2001. Индивидуальная фуражировка шмелей // *Полевые и экспериментальные биологические исследования*. Омск. 5: 51–73.
- Косенко И. С. 1970. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос. 614 с.
- Купчикова Л. М. 1954. Опыление красного клевера шмелями в Коми АССР // *Труды Коми филиала Академии наук СССР*, 2: 83–90.
- Попов И. Б. 2009. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 1 (подроды *Kallobombus* Dalla Torre и *Megabombus* Dalla Torre) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 6(21): 71–76.
- Попов И. Б. 2010а. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 2 (подроды: *Bombus* Latreille, *Alpigenobombus* Skorikov, *Cullumanobombus* Vogt, *Melanobombus* Dalla Torre, *Pyrobombus* Dalla Torre) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 6(21): 71–76.
- Попов И. Б. 2010б. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 3 (подроды: *Subterraneobombus* Vogt, *Thoracobombus* Dalla Torre, *Rhodobombus* Dalla Torre, *Mendacibombus* Skorikov) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 3(24): 35–40.
- Løken A. 1950. Bumble bees in Relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord) // *Norsk entomologisk Tidsskrift*, 8: 1–16.
- Løken A. 1961. *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee (Hymenoptera, Apidae) // *XI International Congress für Entomologie*, 1: 598–603.